УДК 576.895.42: 591.48

ТАРЗАЛЬНЫЙ РЕЦЕПТОРНЫЙ КОМПЛЕКС ГАМАЗОВОГО КЛЕЩА DERMANYSSUS GALLINAE (ACARI: DERMANYSSIDAE)

© С. А. Леонович

Тарзальный рецепторный комплекс *Dermanyssus gallinae* исследован методами растровой и трансмиссивной электронной микроскопии. Комплекс располагается на дорзальной поверхности каждой из передних лапок клещей вблизи коготка и включает 28 сенсилл 5 морфологических типов: 4 однополостные сенсиллы с верхушечной порой и трубчатыми тельцами в основании (органы вкуса), 8 пористых одностенных (органы обоняния), 8 двуслойных сенсилл с периферическими полостями и порами в стенках, распадающимися на 2 подтипа (термо-хеморецепторы), 6 сенсилл со стержневидным волоском и трубчатыми тельцами (тактильные органы) и 2 редуцированные сенсиллы. Признаков полового или фазового диморфизма в строении комплекса не обнаружено. Морфологические данные заставляют предположить, что его основная функция — восприятие клещом температуры и запаха.

Куриный клещ Dermanyssus gallinae (De Geer) — опасный паразит домашней птицы, распространенный всесветно и наносящий существенный ущерб птицеводству, в том числе экономически развитых стран (Maurer et al., 1993; Höglund et al., 1995; Chauve, 1998; Nordenfors, Chirico, 2001). При благоприятных условиях весь цикл развития паразита занимает неделю, а яйцекладка осуществляется самками через каждые 2 дня (Desch, 1984), что позволяет клещу быстро достигнуть чрезвычайно высокой численности в условиях современного промышленного птицеводческого хозяйства. Кроме того, куриный клещ является переносчиком возбудителей множества опасных инфекций птиц, а также в определенных обстоятельствах нападает на человека, вызывая зуд и аллергические реакции (Hoffmann, 1987; Durden et al., 1993). Клещи проводят основное время вне хозяина, нападая на него только для кровососания, преимущественно в ночное время (Hearle, 1938). Поиск потенциального прокормителя и нападение на него клеща обеспечиваются функционированием органов чувств, которые до настоящего времени оставались практически не исследованными. Мы располагаем только отрывочными сведениями о внешнем строении тарзального комплекса сенсилл D. gallinae, очень кратко описанного в одной из работ автора, наряду с подобными комплексами нескольких десятков видов гамазовых клещей из разных семейств (Леонович, 1989), а также данными о строении сенсилл на передних лапках другого представителя рода Dermanyssus — D. prognephilis (Davis, Camin, 1976). Понятно, что разработка современных, экологически приемлемых методов борьбы с куриным клещом требует всесторонних знаний об особенностях его поведения и о строении и работе систем, это поведение обеспечивающих, т. е. о строении и функционировании органов чувств.

Настоящая работа посвящена исследованию одного из основных органов чувств клеща *D. gallinae* — тарзального рецепторного комплекса, выполненному методами сканирующей и трансмиссивной электронной микроскопии. В целях сравнительного анализа автор также изучил строение тарзального рецепторного комплекса у родственного вида — воробьиного клеща *D. passerinus*, а также у представителя родственного рода *Allodermanyssus sanguineus* (Hirst) методом растровой электронной микроскопии.

материал и методика

В работе использовали живых клещей *D. gallinae*, собранных на птицефабрике фирмы «Роскар» (село Первомайское Выборгского р-на Ленинградской обл.). Сборы проводились периодически в течение 2000—2003 гг. Клещи D. passerinus и A. sanguineus были взяты из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Для исследования клещей в растровом электронном микроскопе (РЭМ) живой материал фиксировали в 70%-ном спирте, после чего обезвоживали, переводили в ацетон, высушивали методом критической точки на установке НСР-2 и напыляли платиной. Из препаратов на предметных стеклах (коллекционный материал) клещей извлекали и обрабатывали по разработанной ранее методике (Леонович, 1989). Для просвечивающей электронной микроскопии живой материал фиксировали в 2.5%-ном растворе глютаральдегида на фосфатном буфере, постфиксировали в 1%-ном OsO₄ и заливали в смесь смол Аралдит. Тонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-3 и контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу. Изготовленные препараты исследовали и фотографировали в трансмиссивном электронном микроскопе Tesla BS-500 и РЭМ Hitachi S-570. Всего было изучено несколько десятков экземпляров каждого пола и фазы развития D. gallinae, 3 самки и дейтонимфа D. passerinus и 2 самки и самец A. sanguineus.

Полученные результаты проиллюстрированы таблицами электронограмм (рис. 1, 2; см. вкл.), а также штриховыми рисунками (рис. 3, 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тарзальный рецепторный комплекс (TPK) располагается на дорзальной поверхности каждой из передних лапок и обнаруживается у всех фаз развития клеща (цикл развития D. gallinae включает непитающуюся личинку, прото- и дейтонимф и взрослых особей) (рис. 1, $a-\varepsilon$). Никаких морфологических признаков полового диморфизма, равно как и фазовых различий, во внешнем строении органа не обнаружено (рис. 1, $a-\varepsilon$).

Тарзальный комплекс состоит из сенсилл 6 морфологических типов (рис. 1, a-e; 3; 4, a): 4 однополостных однопоровых сенсиллы (дистальные волоски); 8 толсто- и тонкостенных однополостных многопоровых сенсилл (пористые волоски); 2 типа канальцевых сенсилл (всего 8) (бороздчатые волоски) и 6 бесполостных беспоровых сенсилл (тактильные волоски) (терминология согласно Леоновичу, 2005).

Каждая сенсилла включает биполярные рецепторные нейроны и оберточные клетки (рис. 1, ∂ ; 2, e). Интересно, что типичная цилиарная область

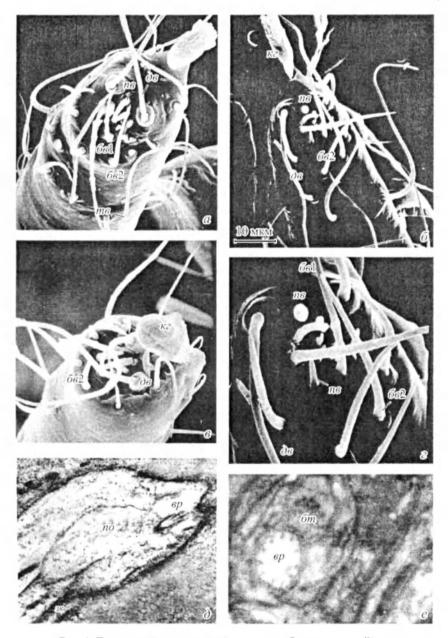


Рис. 1. Тарзальный рецепторный комплекс Dermanyssus gallinae.

a — обший вид органа самца в растровом электронном микроскопе (РЭМ); b — то же, самка; b — то же, протонимфа; b — центральная часть комплекса при большем увеличении; d — продольный срез через область начала ресничек рецепторных нейронов, x 22 000; b — поперечный срез через область базального тельца и начало реснички, x 50 000. x — бороздчатый волосок 1-го типа, x — бороздчатый волосок 2-го типа, x — базальное тельце, x — видоизмененная ресничка, x — дистальный волосок, x — коготок, x — пористый волосок, x — пористый волосок x — пористый волосок

Fig. 1. Tarsal sensory complex of Dermanyssus gallinae.

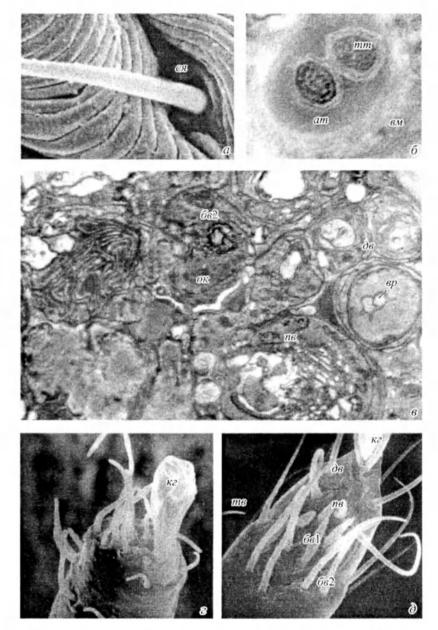


Рис. 2. Тарзальный рецепторный комплекс клещей родов Dermanyssus и Allodermanyssus. a — тактильная механорецепторная сенсилла (вентральная сторона идиосомы), $\times 3500$; δ — поперечный срез через трубчатые тельца механорецепторной сенсиллы переднего тарзуса, $\times 38\,000$; ϵ — клеточные элементы сенсилл комплекса на поперечном срезе, $\times 14\,000$; ϵ — общий вид тарзального комплекса самки Dermanyssus passerinus, $\times 1500$; δ — то же, Allodermanyssus sanguineus, $\times 2400$. am — апикальное тельце, ϵm — волосковая мембрана, ϵm — оберточная клетка, ϵm — тактильный волосок, ϵm — трубчатое тельце. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Tarsal sensory complex of the mites from the genera Dermanyssus and Allodermanyssus.

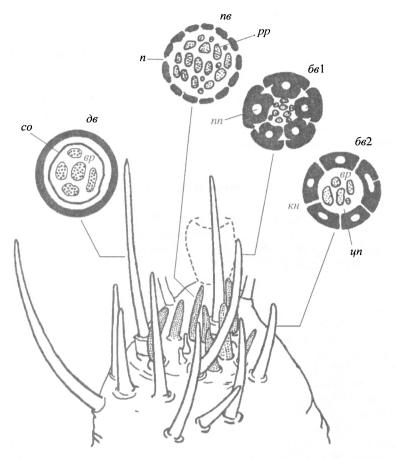


Рис. 3. Схема строения тарзального рецепторного комплекса *Dermanyssus gallinae* по данным электронной микроскопии.

Строение клеток не показано, показано только строение воспринимающих аппаратов основных типов сенсилл. κH — каналец; n — пора; nn — периферическая полость; pp — разветвления ресничек; co — сколопоидная оболочка; un — центральная полость. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Fig. 3. Structure of the tarsal sensory complex of *Dermanyssus gallinae* according to the data obtained by electron microscope.

апикальнее базального тельца содержит набор из $11 \times 2 + 0$ ресничных филаментов (рис. 1, e) вместо характерных для подавляющего большинства членистоногих набора $9 \times 2 + 2$ или $9 \times 2 + 9$. Ранее необычные наборы бивалентов были обнаружены у краснотелковых клещей по $10 \times 2 + 0$ у обоих изученных видов — Hirsutiella zachvatkini и Euschoengastia rotundata (Леонович, 1993) и у 3 видов иксодовых клещей — $10 \times 2 + 0$ у Boophilus microplus (Waladde, Rice, 1977), $11 \times 2 + 0$ у Hyalomma asiaticum (Леонович, 1978) и $12 \times 2 + 0$ у Amblyomma variegatum (Hess, Vlimant, 1982). У единственного изученного вида гамазовых клещей (Hirstionyssus criceti) реснички рецепторных клеток содержат $13 \times 2 + 0$ ресничных филаментов (Леонович, 1985).

Количество рецепторных нейронов в сенсиллах разного типа варьирует от 2 в беспоровых бесполостных (тактильных механорецепторных) сенсиллах (рис. 2, a, δ) до 4—6 (в дистальных, пористых и бороздчатых).

Тактильные волоски, окружающие собственно тарзальный комплекс по периферии (рис. 1, a; 2, δ ; 4), характеризуются наличием плотного стержне-

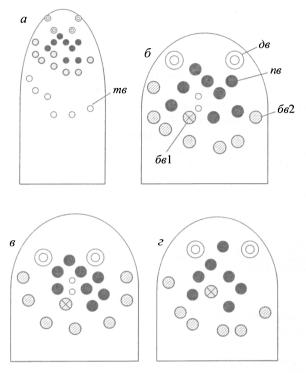


Рис. 4. Топография сенсилл тарзального рецепторного комплекса клещей родов Dermanyssus (a-s) и Allodermanyssus (z).

a — Dermanyssus gallinae, тарзальный комплекс и защитные тактильные волоски; δ — то же, базовый отдел комплекса; δ — Dermanyssus passerinus; ϵ — Allodermanyssus sanguineus. Обозначения те же, что и на рис. 1-3.

Fig. 4. Topography of sensilla in the tarsal sensory complex of the mites from the genera *Dermanyssus* $(a-\theta)$ and *Allodermanyssus* (e).

видного волоска, развитой сочленовной ячейкой (рис. 2, a) и присутствии трубчатых телец в апикальных отделах ресничек, заканчивающихся в волокнистом апикальном тельце, расположенном у основания стержневидного волоска и соединенного с его стенками волосковой мембраной (рис. 2, δ). Данные сенсиллы (6) описываются нами в составе комплекса по той причине, что на лапках остальных ног в данном районе их нет, хотя по строению они идентичны тактильным сенсиллам идиосомы и других конечностей. Видимо, основная их функция сводится к механической защите тонкостенных пористых волосков обонятельных сенсилл (см. ниже), составляющих основу тарзального комплекса.

Две пары мощных длинных дистальных волосков симметрично располагаются вблизи коготка (рис. 1, a— ϵ ; 3). По структуре они относятся к однополостным однопоровым сенсиллам (Леонович, 2005). Каждая сенсилла иннервируется двумя группами нейронов. Одна группа, состоящая из двух рецепторных нейронов, заканчивается у основания волоскового отдела и образует в этом месте трубчатые тельца, идентичные таковым тактильных сенсилл (рис. 2, ϵ). Вторая группа из 5 клеток (рис. 2, ϵ) проходит в полость одностенного волоска в собственной сколопоидной оболочке (рис. 3). Отличает такие сенсиллы то, что их сочленовная ячейка находится на вершине цилиндрического выступа (рис. 1, ϵ). В состав тарзального комплекса вхо-

дит 4 сенсиллы данного типа (рис. 1, a-e; 4, a). По своей морфологической организации это — тактильные хемомеханорецепторные сенсиллы, сочетающие черты органов вкуса и тактильных рецепторов.

Пористые волоски (рис. 1, $a-\varepsilon$; 3) одностенных многопоровых сенсилл по строению абсолютно идентичны описанным нами подобным образованиям гамазового клеща H. criceti (Леонович, 1985). Иннервируются эти сенсиллы 4-6 рецепторными нейронами. В состав тарзального комплекса входит 8 сенсилл данного типа (рис. 4, $a-\delta$).

Остальные 2 типа сенсилл чрезвычайно трудно поддаются идентификации. Отличить их от прочих помогает исследование большого количества препаратов в РЭМ и сопоставление данных, полученных обоими методами электронной микроскопии, а также сравнение с ранее изученным H. criceti (Леонович, 1985). Оба типа характеризуются тем, что центральная полость, в которой проходят неветвящиеся реснички, окружена дополнительными периферическими полостями (рис. 3). Одна из сенсилл, располагающаяся в компактной группе пористых волосков, характеризуется присутствием продольных дополнительных щелевидных полостей, остальные 7 образуют вокруг группы полукольцо (рис. 3; 4, a, b). Установить наличие механорецепторных клеток в составе двухслойных сенсилл обоих типов нам не удалось.

2 сенсиллы комплекса обладают очень короткими волосками невыясненного строения (рис. 1, ϵ ; 3). На топографической схеме (рис. 4, δ) их расположение обозначено простыми кружками.

Набор и топография сенсилл в составе тарзального комплекса родственного вида *Dermanyssus passerinus* (рис. 2, ϵ ; 4, ϵ) весьма сходны с таковыми D. gallinae (ср. рис. 4, ϵ и 4, ϵ).

Представитель второго рода *Allodermanyssus*, входящего в состав сем. *Dermanyssidae* (*A. sanguineus*), характеризуется отсутствием одного из пористых волосков и обоих редуцированных волосков, а также меньшим количеством бороздчатых (двухслойных) волосков в составе комплекса (рис. 2. ∂ : 4. ε).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, тарзальный рецепторный комплекс куриного клеща представляет собой достаточно сложно устроенное образование, включающее в себя 28 сенсилл 5 морфологических типов. Каждый тип характеризуется определенной модальностью, т. е. способностью реагировать на конкретные классы раздражителей, выявляемой на основании присущих данному типу ультраструктур (подробнее о связи структуры и функции см. Леонович, 2005).

Центр комплекса занимает группа из 8 пористых волосков обонятельных сенсилл. Присутствие в составе комплекса 2 коротких волосков следует, видимо, оценить как результат идущей олигомеризации обонятельных сенсилл: у примитивных Gamasida из сем. Rhodacaridae таких сенсилл 11—12, у полостных паразитов из сем. Rhinonyssidae их всего 2—3 (Леонович, 1989; Леонович, Станюкович, 2002). К сожалению, мы не располагаем никакими сведениями о возможных реакциях *D. gallinae* на запахи. Известно, что эти клещи способны образовывать скопления в условиях лабораторного опыта (Entrekin, Oliver, 1982), однако осуществляется ли эта реакция за счет сенсилл тарзального комплекса или за счет сенсилл пальп, остается неясным.

Обонятельные сенсиллы окружены полукольцом двухслойных сенсилл с системой периферических полостей. Согласно современным представлени-

ям, такие сенсиллы содержат дистантные хеморецепторы, а также терморецепторы (Леонович, 2005). Роль терморецепторов в активации куриных клещей (а возможно, и в привлечении к прокормителю) весьма важна. Показано, что неподвижные клещи, голодавшие в течение 2—8 дней и находившиеся в условиях почти полной темноты (освещенность 2 люкса) при постоянной температуре в 24 °С, быстро активировались при повышении температуры со скоростью 0.005 °С в секунду (Kilpinen, Mullens, 2004). Это говорит о чрезвычайно высокой термочувствительности клещей. Обращает на себя внимание гипертрофированное развитие волосков двухслойных сенсилл — предполагаемых терморецепторов в сравнении с таковыми свободноживущих гамазовых клещей (Леонович, 1989). Сенсиллы сходного строения входят в состав передней группы сенсилл органа Галлера иксодовых и аргасовых клещей (Леонович, 2005).

Среди сенсилл центральной группы (пористых волосков) присутствует 1 двухслойный волосок, резко отличающийся строением от всех остальных (6в1 на рис. 3). Сенсиллы такого же строения образуют группу посткапсулярных волосков, располагающуюся проксимальнее органа Галлера иксодовых клещей (Леонович, 2005).

Все перечисленные типы сенсилл снаружи окружены кольцом из тактильных механорецепторных сенсилл, очевидно, выполняющих защитную функцию. Сенсиллы данного морфологического типа располагаются на всех конечностях клещей, однако образуют редкие продольные ряды. «Сенсиллы кольца» значительно длиннее, мощнее, и, несомненно, входят в состав комплекса как его неотъемлемая часть. Защитную роль выполняют и две пары вкусовых сенсилл, кроме того, их длинные (значительно длиннее коготка) волоски (рис. 1, в) первыми соприкасаются с субстратом, оценивая его химические параметры тактильно.

Ранее (Леонович, 1989) для представителей ряда родов и семейств гамазовых клещей автор показал, что межвидовые отличия в строении тарзального комплекса в пределах конкретных родов незначительны в сравнении с различиями между родами, пусть и весьма близкородственными, что позволяет использовать строение тарзального комплекса в качестве диагностического признака. В настоящей работе это положение четко подтверждается на примере куриного и воробьиного клещей (рис. 4).

Таким образом, тарзальный рецепторный комплекс куриного клеща *D. gallinae* является сложным чувствительным образованием, предназначенным для восприятия главным образом запаха и температуры. Выявление его роли в реакциях поиска прокормителя требует исследований второго из главных чувствительных образований — пальпального органа, а также постановки поведенческих экспериментов.

Автор благодарит зав. кафедрой паразитологии Санкт-Петербургской Ветеринарной академии профессора М. В. Шустрову за предоставление живого материала.

Список литературы

Леонович С. А. Тонкое строение органа Галлера иксодового клеща Hyalomma asiaticum P. Sch. et E. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyomminae) // Энтомол. обозр. 1978. Т. 57, № 1. С. 221—226.

- Леонович С. А. Ультраструктурное исследование тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща Hirstionyssus criceti (Hirstionyssidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 456—463.
- Леонович С. А. Тарзальный рецепторный комплекс и систематика гамазовых клешей (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 469—479.
- Леонович С. А. Механорецепторные сенсиллы краснотелковых клещей семейства Trombiculidae // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 6. С. 399—404.
- Леонович С. А. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука, 2005. 236 с.
- Леонович С. А., Станюкович М. К. Сравнительное исследование сенсорной системы гамазовых клещей Rhinonyssus rhinolethrum, Ph. subrhinolethrum и Ptilonyssus motacillae (Mesostigmata, Gamasina, Rhinonyssidae), паразитов носовой полости птиц // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 5. С. 390—395.
- Chauve C. The poultry red mite Dermanyssus gallinae: current situation and future prospects for control // Vet. Parasitol. 1998. Vol. 79. P. 239—245.
- Davis J., Camin J. H. Setae of the anterior tarsi of the martin mite, Dermanyssus prognephilis (Acari: Dermanyssidae) // Journ. Kans. Ent. Soc. 1976. Vol. 49, N 3. P. 441— 449.
- Desch C. E. Biology of biting mites (Mesostigmata) // Mammalian diseases and arachnids / Ed. by W. B. Nutting, Boca Raton. 1984. Vol. 1. P. 83—109.
- Durden L. A., Linthicum K. J., Monath T. P. Laboratory transmission of eastern equine encephalomyelitis virus to chickens by chicken mites // Journ Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 1. P. 281–285.
- Entrekin D. L., Oliver J. H., jr. Aggregation of the chicken mite, Dermanyssus gallinae (Acari: Dermanyssidae) // Journ. Med. Entomol. 1982. Vol. 19. P. 671—678.
- Hearle E. Insects and allied parasites injurious to livestock and poultry in Canada: the chicken mite, Dermanyssus gallinae // Farmers Bull. 1938. Vol. 53. P. 88.
- Hess E., Vlimant M. The tarsal sensory system of Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae, Metastriata). II. No pore sensilla // Rev. Suisse Zool. 1983. Vol. 90. P. 157—167.
- Hoffman G. V. Vogelmilben als Lästingle, Krankenheitsserzeuger und Vektoren bei Mensch und Nutztier // Deutsch. Tierartz. Wiss. 1987. Vol. 95. P. 7–10.
- Höglund J., Nordenfors H., Uggla A. Prevalence of the poultry red mite, Dermanyssus gallinae, in different types of production systems for egg layers in Sweden // Poult. Sci. 1995. Vol. 74. P. 1793—1798.
- Kilpinen O., Mullens B. A. Effect of food deprivation on response of the mite, Dermanyssus gallinae, to heat // Med. Vet. Entomol. 2004. Vol. 18, N 6. P. 368-371.
- Maurer V., Baumgartner J., Bieri M., Fölsch D. W. The occurrence of the poultry red mite Dermanyssus gallinae (Acari: Dermanyssidae) in Swiss poultry houses # Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 1993. Vol. 66. P. 87-97.
- Norden fors H., Chirico J. Evaluation of a sampling trap for Dermanyssus gallinae (Acari: Dermanyssidae) // Vet. Entomol. 2001. Vol. 94, N 6. P. 1617—1621.
- Waladde S. M., Rice M. J. The sensory nervous system of the adult cattle tick Boophilus microplus (Canestrini). Part III. Ultrastructure and electrophysiology of the cheliceral receptors // Journ. Aust. Ent. Soc. 1977. Vol. 453. P. 142—156.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила 28 XI 2005

TARSAL SENSORY COMPLEX OF THE RED CHICKEN MITE DERMANYSSUS GALLINAE (ACARI: DERMANYSSIDAE)

S. A. Leonovich

Key words: Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

SUMMARY

The tarsal sensory complex of the red chicken mite *Dermanyssus gallinae* is situated on dorsal surface of each fore leg near the claw. It comprises 28 sensilla of 5 morphological types: 4 SW-UP (single-wall upper-pore) (gustatory organs), 8 SW-WP (single-wall wall-pore) (olfactory organs), 8 DW-WP (double-wall wall-pore) of two subtypes (thermo-chemoreceptory organs), 6 NP-TB (no pore — tubular body) (tactile organs), and 2 reduced sensilla. No sex or stage dimorphism was revealed. Morphological data point to the fact that tarsal sensory complex of the red chicken mite is mainly an organ detecting temperature changes and olfactory stimula.